动 物 学 研 究 2001, Oct. 22 (5): 367~374
Zoological Research
CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853

海南变色树蜥个体发育中形态和食性的变化

邱清波[①] 马小梅 计 翔[②]
(杭州师范学院生命科学学院 杭州 310036)

摘要：研究变色树蜥（*Calotes versicolor*）头、尾大小和食性在个体发育过程中的变化，以及头、尾大小两性异形的个体发生。成体体长（SVL）无显著的两性差异，两性异形主要表现为雄性个体有较大的头部（头长和头宽）和尾部。头、尾大小的两性异形在初生幼体就已存在，并随个体发育的进行变得更加显著。不同年龄组两性个体头长以及雌体头宽随SVL呈同速增长；雄性头宽随SVL呈异速增长，表现为雄性头宽的增长速率在个体发育过程中逐渐增大。头、尾部的相对大小在个体发育过程中有显著的变化，初生幼体头部相对较大、尾部相对较小，这种形态特征是胚胎优先保证生态学意义更为显著的部分（如头部）生长的结果，有利于初生幼体的早期生存和生长。不同性别和年龄组的变色树蜥摄入食物的种类及各种食物在摄入食物中所占的比例有一定程度的差别，因而食物生态位宽度和重叠度有一定程度的差别，然而没有直接的证据表明头部大小的两性异形能导致两性食物生态位的明显分离。

关键词：变色树蜥；形态；两性异形；食性；食物生态位宽度；食物生态位重叠度
中图分类号：Q959.6+2，Q954.3 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2001)05-0367-08

变色树蜥（*Calotes versicolor*）是鬣蜥科（Agamidae）树蜥属（*Calotes*）20余种蜥蜴中分布范围最大的一种，见于伊朗南部、阿富汗、尼泊尔、印度、斯里兰卡、文莱、印度尼西亚、马来半岛、苏门达腊以及中国南部的广东、海南、云南和香港等省区（Boulenger, 1912; Smith, 1935; Erdelen, 1986; Zhao & Adler, 1993）。变色树蜥为树栖动物，野外常见于森林边缘，白天通常以头部向上或向下的姿势在树干或树枝晒太阳调节体温（Diong *et al*., 1994）。该种还经常出现在人类干扰较大的环境中，如城市行道树、田园篱笆和民居院落等处，因而被俗称为"东方园蜥"（oriental garden lizard）。成年雄体繁殖期体色鲜艳且能迅速改变体色，因而被称为"变色树蜥"。变色树蜥在其分布区的某些地方被认为是适应性和竞争力很强的蜥蜴：如该种在新加坡岛为引进物种，却在逐步替代该岛原产、曾经在森林边缘十分常见的另一种鬣蜥科动物——绿冠蜥[green crested lizard (*Bronchocela cristatella*)]（Diong *et al*., 1994; Diong & Lim, 1998）。迄今为止，人们对 *Calotes* 属蜥蜴的了解并不多，关于变色树蜥的知识多限于分类学、形态学和动物地理学方面，零星有些关于该种繁殖生物学的研究报道（Pope, 1935; Smith, 1935; Moody, 1980; Erdelen, 1986; Tiwari, 1990; Zhao & Adler, 1993; Diong & Lim, 1998），有关中国产变色树蜥的生态学研究则几乎是空白。本文作者于1999~2000年研究了海南变色树蜥的繁殖输出、卵孵化以及个体发育过程中形态、两性异形和食性的变化。前两部分内容另文报道，本文主要报道后一部分的研究，旨在阐明个体发育过程中局部形态特征（头和尾大小）的变化、头和尾大小两性异形的个体发生和变化、食性的变化，并讨论这些变化的生态学意义。

1 材料和方法

1.1 材 料

用于产卵和交配的变色树蜥于1999年3~5月捕自海南通什（18°47′N, 109°30′E）。捕获的树蜥空运至杭州，经性别鉴定、称重、测量和剪趾标记后，饲养在3 m×1.5 m×2.2 m铁网笼内。用水盆、木板、

收稿日期：2001-01-18；修改稿收到日期：2001-03-26
基金项目：浙江省自然科学基金青年人才专项基金、浙江省151人才基金和杭州市人才基金资助项目
①现工作单位：海南琼州大学生物学系，通什 572200
②通讯联系人（E-mail: xji@mail.hz.zj.cn）

石棉瓦、穿孔砖块、草皮和小灌木模拟该种的野外生境,提供足量黄粉虫幼虫,在饮水中添加复合微量元素和儿童钙粉,以确保树蜥能够获得充足、全面的营养。笼内随机放置 6 只 200 mm × 300 mm × 50 mm 含潮湿土壤和蛭石(vermiculite)的塑料盒,用作树蜥的产卵巢址。笼正中悬挂 4 只 100 W 灯泡,环境温度低于 23℃时灯泡自动开启;树蜥在笼内能接受自然光照,白天可自主进行体温调节。20 条饲养雌体于 4 月 20 日 ~ 6 月 15 日各产 1 窝卵。卵在 24 ~ 33℃孵化,从中获得初生幼体。

用于食性分析的变色树蜥于 2000 年 4 ~ 8 月捕自通什同一树蜥种群。用 10% 福尔马林立即处死野外捕获的树蜥,1 d 后将动物保存在 5% 福尔马林中,用于大小测量、性别鉴定、胃部解剖等。

1.2 个体发育的形态数据测量

用 Mitutoyo 数码游标卡测量下述数据:①体长(snout-vent length, SVL),为吻端至泄殖腔孔前缘间距;②头长,为吻端至外耳道前缘间距;③头宽,为左右颌关节间距;④尾长,断尾个体的尾长数据不用于统计分析。刚孵出幼体的性别可通过挤压尾基部两侧鉴定,有半阴茎的幼体判定为雄性(林植华和计翔,1998;计翔等,1999;Ji & Braña, 1999)。SVL 大于 78.9 mm 的雌体能够产卵,据此人为判定大于此 SVL 的个体为成体。本研究共用 682 条树蜥,按性别和年龄分为 6 组(表 1),其中初生幼体组均为室内当天孵出的幼体,幼体组为野外捕获的 SVL 小于 78.9 mm 的个体,成体组为野外捕获的 SVL 大于 78.9 mm 的个体。

1.3 食 性

总计有 315 条变色树蜥被用于胃检分析食性(雌性幼体 63、雄性幼体 90、雌性成体 57、雄性成体 105)。用放大镜和解剖镜鉴别胃内容物中的食物种类、统计各种食物的数量。食物生态位宽度用 Simpson 多样性指数(B)表示(MacArthur, 1972):

$$B = 1/\sum p_i^2$$

其中 p_i 为实际利用的第 i 种食物在所有被利用的食物中所占的比例。食物生态位重叠度用 Levins(O_{jk}或 O_{kj})指数表示(Pianka, 1972, 1973):

$$O_{jk} = O_{kj} = \sum p_{ij}p_{ik}/(\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)^{1/2}$$

其中 p_{ij}和p_{ik}分别为被j 和k 种类或性别组动物利用的第 i 种食物在所有被利用的食物中所占的比例。

1.4 数据处理

所有数据在作进一步统计检验前,用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max(Statistica 统计软件包)分别检验正态性和方差同质性。经检验,部分数据需经过 Arcsine 和 Loge 转换才符合参数统计的条件。用线性回归、方差分析(ANOVA)、协方差分析(ANCOVA)和 Tukey 多重比较处理相应的数据。SVL 为文中所有 ANCOVA 的协变量,比较矫正平均值前检验斜率的均一性;描述性统计值用平均值 ± 标准误表示,显著性水平设置为 α = 0.05。

2 结 果

2.1 两性异形的个体发育

表 1 变色树蜥头、体和尾的测量值

Table 1 Measurements of head, body and tail sizes in oriental garden lizards, *Calotes versicolor*

	样本数量 (*N*)	体长/mm (snout-vent length)	尾长/mm (tail length)	相对尾长 (尾长/体长)/% (tail length/snout-vent length)	头大小/mm (head size)		相对头大小/% (relative head size)	
					头长 (head length)	头宽 (head width)	头长/体长 (head length/snout-vent length)	头宽/体长 (head width/snout-vent length)
雌性初生幼体 (female hatchlings)	33	24.6 ± 0.2 22.3 ~ 27.1	44.8 ± 1.1 36.0 ~ 59.5	182.1 ± 3.4 153.1 ~ 226.7	7.1 ± 0.06 6 6 ~ 7.9	5.5 ± 0.04 5.0 ~ 5.9	28.7 ± 0.2 26.2 ~ 31.2	22.5 ± 0.2 21.2 ~ 24.6
雄性初生幼体 (male hatchlings)	40	24.0 ± 0.2 19.4 ~ 27.1	46.2 ± 1.0 32.8 ~ 59.5	191.8 ± 3.3 151.9 ~ 237.1	7.1 ± 0.07 5.9 ~ 7.9	5.6 ± 0.04 4.9 ~ 6.1	29.5 ± 0.1 28.1 ~ 31.6	23 2 ± 0.2 21.4 ~ 26.2
雌性幼体 (female juveniles)	99	61.0 ± 1.0 34.5 ~ 78.0	180.7 ± 3.7 86.0 ~ 237.0	296.1 ± 1 8 249.3 ~ 338.7	14.9 ± 0.2 9 2 ~ 18.0	10.6 ± 0.2 6.9 ~ 13.5	24.5 ± 0.1 22.3 ~ 27.1	17.4 ± 0.1 14.9 ~ 19.9
雄性幼体 (male juveniles)	156	63.0 ± 0.9 39.5 ~ 78.5	188.4 ± 3.2 98.0 ~ 254.0	301.2 ± 1.6 245.0 ~ 345.2	15 5 ± 0.2 10.0 ~ 19.8	11.1 ± 0.1 7.7 ~ 15.4	24.6 ± 0.1 21.9 ~ 27.4	17.7 ± 0.1 14.5 ~ 20.1
雌性成体 (female adults)	136	89.4 ± 0.5 78.9 ~ 103.8	257.0 ± 2.1 217.0 ~ 303.0	288.7 ± 1.5 258.1 ~ 323.3	20.3 ± 0.1 17.0 ~ 24.1	14.7 ± 0.1 12.1 ~ 18.5	22.7 ± 0.1 20.4 ~ 26.5	16.5 ± 0.1 14.4 ~ 20.2
雄性成体 (male adults)	218	89.9 ± 0.4 79.0 ~ 104.9	271.5 ± 1.4 215.0 ~ 321.0	301.4 ± 0.9 259.0 ~ 336.9	21.2 ± 0.1 17.8 ~ 25.9	15.9 ± 0.1 12.4 ~ 22.6	23.6 ± 0.1 21.1 ~ 26.7	17.7 ± 0.1 14.9 ~ 21.9

表1给出变色树蜥各性别年龄组头、体和尾的测量统计数值。成体SVL无显著的两性差异(ANOVA, $F_{1,352}=0.66, P=0.416$)。ANCOVA比较两性头尾(Loge转换)差异。初生幼体头长($F_{1,70}=6.55$, $P<0.013$)、头宽($F_{1,70}=8.07, P<0.006$)和尾长($F_{1,70}=8.17, P<0.006$)存在显著的两性差异，雄性初生幼体的头长、头宽和尾长均显著大于雌性初生幼体(图1～3)。幼体尾长($F_{1,204}=3.32, P=0.07$)无显著的两性差异，头长($F_{1,252}=5.58, P<0.019$)和头宽($F_{1,252}=5.31, P<0.022$)有显著的两性差异，雄性幼体的头长和头宽显著大于雌性幼体(图1～2)。成体头长($F_{1,351}=48.93, P<0.0001$)、头宽($F_{1,351}=50.65, P<0.0001$)和尾长($F_{1,255}=62.62, P<0.019$)有显著的两性差异，雄性成体的头长、头宽和尾长均显著大于雌性成体(图1～3)。

成体头长和头宽的两性异形比初生幼体更为显著。雄性成体头长和头宽矫正平均值与雌性成体对应数值的比值分别为1.04和1.08，初生幼体的相应比值分别为1.02和1.02。初生幼体尾长的两性异形比成体更为显著，雄性初生幼体和成体尾长矫正平均值与雌性对应数值的比值分别为1.08和1.05。

个体发育过程中，两性个体头长随SVL呈同速增长(ANCOVA：雌性，$F_{2,262}=0.25, P=0.777$；雄性，$F_{2,408}=1.54, P=0.216$)，雌性头宽随SVL呈同速增长(ANCOVA：$F_{2,262}=2.03, P=0.133$)；然而雄性头宽随SVL呈异速增长(ANCOVA：$F_{2,408}=8.90$, $P<0.002$)，图2示雄性头宽随SVL的增长速率逐渐增大，斜率显著递增。

2.2 头、尾大小在个体发育过程中的变化

初生幼体头部相对较大(表1)。ANOVA显示同性别初生幼体、幼体和成体的相对头长(Arcsine转换)有显著的差异(雌性：$F_{2,265}=337.44, P<0.0001$；雄性：$F_{2,411}=511.12, P<0.0001$)；Tukey检验发现，初生幼体相对头长大于幼体和成体，幼体相对头长大于成体(所有$P<0.0001$)。同性别初生幼体、幼体和成体的相对头宽(Arcsine转换)有显著的差异(雌性：$F_{2,265}=324.18, P<0.0001$；雄性：$F_{2,411}=282.32, P<0.0001$)；Tukey检验发现，初生幼体相对头宽大于幼体和成体(所有$P<0.0001$)，雌性幼体的相对头宽大于雌性成体($P<0.0001$)，雄性幼体的相对头宽与雄性成体无显著的差异($P>0.05$)。

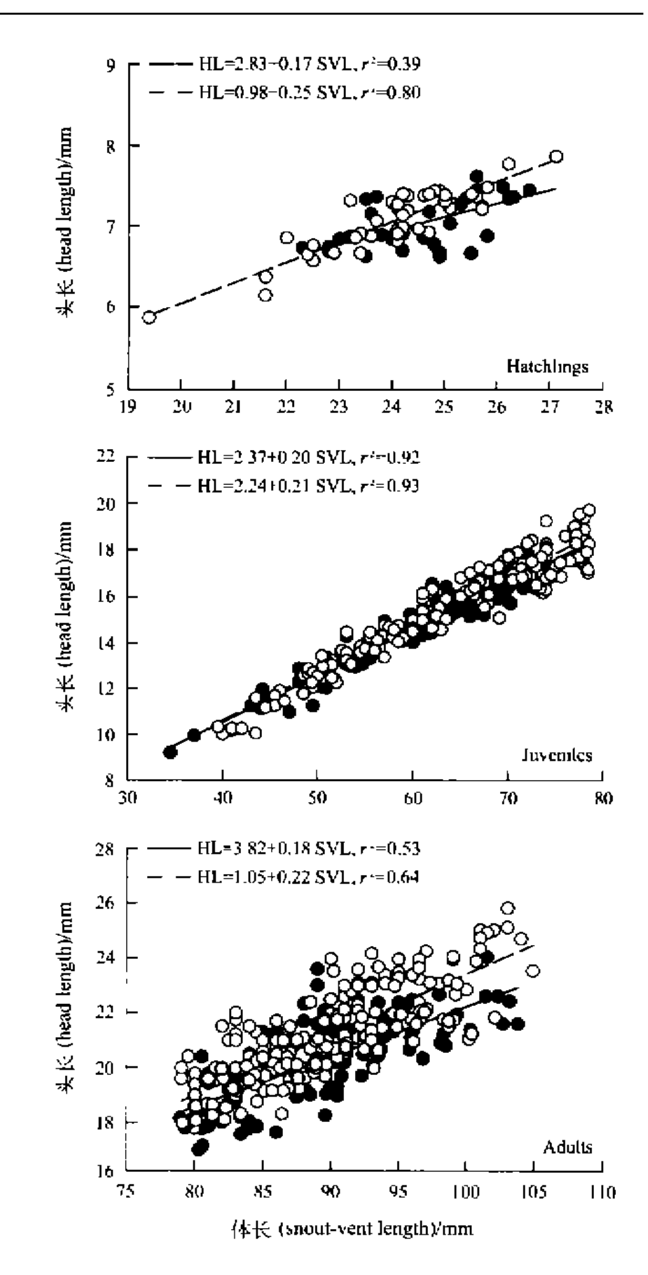


图1 变色树蜥头长与体长的关系

Fig.1 Relationship between head length and snout-vent length in *Calotes versicolor*

HL：头长(head length)；SVL：体长(snout-vent length)；实点和实线表示雌体，空点和虚线表示雄体(the solid dots and lines for females, and the blank dots and dash lines for males)。

初生幼体尾部相对较短(表1)，ANOVA显示同性别的初生幼体、幼体和成体的相对尾长有显著的差异(雌性：$F_{2,191}=670.51, P<0.0001$；雄性：$F_{2,340}=865.37, P<0.0001$)。Tukey检验发现，初生幼体的相对尾长显著短于幼体和成体(所有$P<0.0001$)，雄性幼体的相对尾长与雄性成体无显著的差异($P>0.05$)，雌性幼体的相对尾长大于雌性成体($P<0.008$)。

2.3 食 性

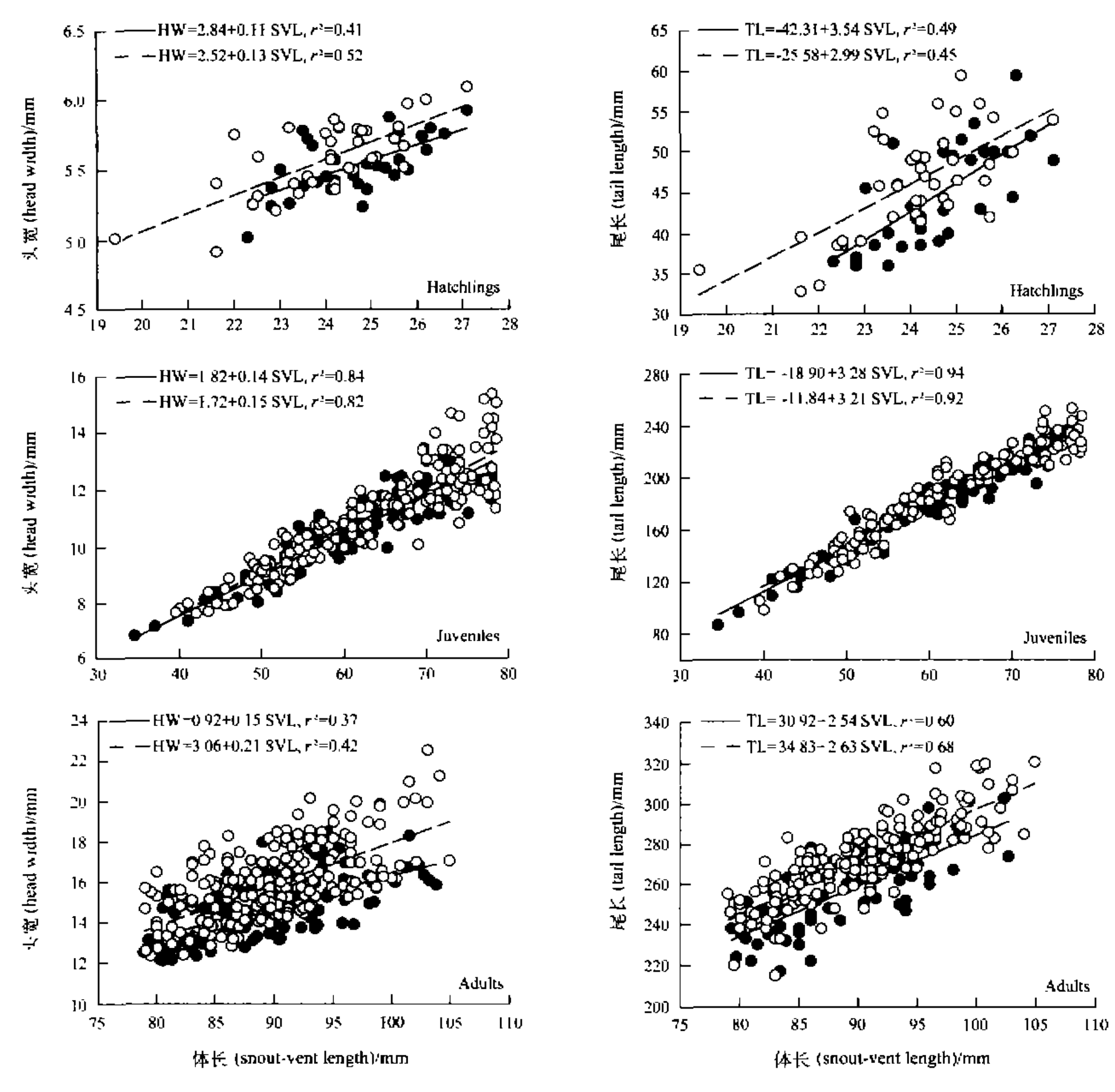


图 2 变色树蜥头宽与体长的关系

Fig.2 Relationship between head width and snout-vent length in *Calotes versicolor*

HW: 头宽 (head width); SVL: 体长 (snout-vent length); 实点和实线表示雌体, 空点和虚线表示雄体 (the solid dots and lines for females, and the blank dots and dash lines for males)。

图 3 变色树蜥尾长与体长的关系

Fig.3 Relationship between tail length and snout-vent length in *Calotes versicolor*

TL: 尾长 (tail length); SVL: 体长 (snout-vent length); 实点和实线表示雌体, 空点和虚线表示雄体 (the solid dots and lines for females, and the blank dots and dash lines for males)。

4～8月变色树蜥摄入的主要食物是节肢动物(表2)。雌性幼体摄入最多的食物为扁足蝇科(22.4%)、蚁科(18.6%)、叶甲科(14.1%)和蝽科(9.6%)成幼虫;雄性幼体为蚁科(27.3%)、叶甲科(22.4%)和金龟甲科(9.3%)成幼虫;雌性成体为扁足蝇科(34.6%)、叶甲科(14.7%)、金龟甲科(9.0%)和蝗科(9.0%)成幼虫;雄性成体为叶甲科(24.5%)、凤蝶科(17.6%)、蝗科(11.6%)和蛱蝶科(11.1%)成幼虫。根据胃检观察,个别雌体集中摄食扁足蝇科昆虫,其他食物在个体间的分布相对较为分散。

雌性幼体、雄性幼体、雌性成体和雄性成体食物生态位宽度分别为7.47、6.36、5.78和7.17。成、幼体及两性食物生态位的重叠度见表3。成、幼体雌性食物生态位重叠度最高，主要与摄入较多的扁足蝇科昆虫有关；雌、雄幼体食物生态位重叠

度次高，主要与摄入较多的蚁科昆虫有关（表 2、　表 3）。

表 2　海南通什变色树蜥成体和幼体胃内容物中的食物类型及数量

Table 2　Prey items found in stomach contents of adult and juvenile oriental garden lizards, *Calotes versicolor*, collected from a population in Tongshi, Hainan

食物类型（prey type）	食物数量及比例（prey numbers and percentages）							
	雌性成体（female adults）		雄性成体（male adults）		雌性幼体（female juveniles）		雄性幼体（male juveniles）	
	数量（number）	%	数量（number）	%	数量（number）	%	数量（number）	%
软体动物门 Mollusca								
柄眼目 Stylommatophora								
巴蜗牛科 Bradybaenidae	1	0.5	4	1.9	3	1.9	2	1.1
节肢动物门 Arthropoda								
蜘蛛目 Araneida								
园蛛科 Araneidae	0	—	0	—	0	—	5	2.7
等足目 Isopoda								
卷甲虫科 Armadillidae	0	—	0	—	0	—	1	0.5
管马陆目 Siphonophorida								
管马陆科 Siphonophoridae	0	—	0	—	0	—	1	0.5
蜻蜓目 Odonata								
蜻科 Libellulidae	1	0.5	0	—	1	0.6	0	—
螳螂目 Mantodea								
螳螂科 Mantidae	0	—	1	0.5	2	1.3	0	—
直翅目 Orthoptera								
蟋蟀科 Gryllidae	0	—	0	—	1	0.6	0	—
蝗科 Acrididae	19	9.0	25	11.6	12	7.7	16	8.7
同翅目 Homoptera								
蝉科 Cicadidae	2	0.9	0	—	1	0.6	2	1.1
半翅目 Hemiptera								
蝽科 Pentatomidae	14	6.6	23	10.6	15	9.6	13	7.1
鞘翅目 Coleoptera								
步甲科 Carabidae	6	2.8	5	2.3	1	0.6	1	0.5
叩头甲科 Elateridae	1	0.5	2	0.9	3	1.9	0	—
金龟甲科 Scarabaeidae	19	9.0	19	8.8	12	7.7	17	9.3
叶甲科 Chrysomelidae	31	14.7	53	24.5	22	14.1	41	22.4
鳞翅目 Lepidoptera								
尺蛾科 Geometridae	3	1.4	9	4.2	1	0.6	5	2.7
蛱蝶科 Nymphalidae	9	4.3	24	11.1	7	4.5	12	6.6
粉蝶科 Pieridae	1	0.5	3	1.4	0	—	0	—
凤蝶科 Papilionidae	15	7.1	38	17.6	11	7.1	12	6.6
双翅目 Diptera								
扁足蝇科 Platypezidae	73	34.6	0	—	35	22.4	0	—
膜翅目 Hymenoptera								
蚁科 Formicidae	10	4.7	2	0.9	29	18.6	50	27.3
胡蜂科 Vespidae	6	2.8	4	1.9	0	—	5	2.7
蜜蜂科 Apidae	0	—	2	0.9	0	—	0	—
熊蜂科 Bombidae	0	—	2	0.9	0	—	0	—

样本数（specimen numbers）：成体（adults）♀♀/♂♂ = 57/105，幼体（juveniles）♀♀/♂♂ = 63/90。

表 3　海南通什变色树蜥食物生态位重叠度

Table 3　Food niche overlap in oriental garden lizards, *Calotes versicolor*, collected from a population in Tongshi, Hainan

	雄性成体（adult males）	雌性幼体（juvenile females）	雄性幼体（juvenile males）
雌性成体（adult females）	0.522	0.886	0.459
雄性成体（adult males）		0.590	0.703
雌性幼体（juvenile females）			0.766

3 讨论

树栖生活的蜥蜴尾部具有平衡身体的功能，一般比较长且不易断尾。树栖蜥蜴的断尾会导致野外生存能力的显著下降(Ballinger, 1973; Vitt *et al.*, 1977; Arnold, 1984; Fox *et al.*, 1990; Brown *et al.*, 1995)。变色树蜥不具有尾自切能力，文中个体的断尾主要系捕捉时机械断裂。初生幼体相对尾长较短，表明胚胎和胚后发育个体尾部的生长模式有差异。初生幼体和低龄幼体主要在地面摄食，较少在树上生活(Diong *et al.*, 1994)。作为平衡器官的长尾对这些个体的适应意义不显著。成体和幼体白天有相当一部分时间在地面以上活动，长尾对它们的树栖活动是十分重要的，断尾或短尾不利于其平衡身体。因此，个体发育过程中尾长的相对变化主要与成、幼体栖架利用不同有关。

本研究结果提示，变色树蜥胚胎发育过程中将相对较多的资源用于与初生幼体早期生存和生长关系更为密切的特征的生长，使得初生幼体的相对头大小大于幼体和成体，而相对尾长则小于幼体和成体。头部大小与个体大小呈正相关，较大的头部与蜥蜴较强的抵御天敌和摄食较大食物的能力有关(Schoener *et al.*, 1982; Shine, 1991; Barden & Shine, 1994; 林植华和计翔, 2000; 张永普和计翔, 2000)。许多研究表明蜥蜴个体发育过程中摄食大型食饵的潜力逐步增强，虽然较大的个体通常并非一定排斥摄食小型食物(Castilla *et al.*, 1991; Pérez-Mellado *et al.*, 1991; Webb & Shine, 1994; 林植华和计翔, 2000; 张永普和计翔, 2000)。初生幼体相对较大的头部利于摄食较大的食物，获得较大的摄食净能，最终有利于提高幼体的早期生存几率和生长速率(Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977; Stephens & Krebs, 1986; 林植华和计翔, 2000; 张永普和计翔, 2000)。初生幼体有相对较大的头部还见于本课题组已报道的其他蜥蜴，如地中海岩蜥(*Podarcis muralis*)(Ji & Braña, 1999; Braña & Ji, 2000)、中国石龙子(*Eumeces chinensis*)(林植华和计翔, 2000)、蝘蜓(*Sphenomorphus indicus*)(计翔和杜卫国, 2000)、北草蜥(*Takydromus septentrionalis*)(张永普和计翔, 2000)和白条草蜥(*T. wolteri*)(许雪峰和计翔, 2000)。

Diong *et al.* (1994) 报道新加坡产变色树蜥雄性成体大于雌性成体，但并未指明个体大小两性异形是指"SVL"还是"全长"的两性异形。本研究中，雌、雄性成体的SVL无显著的两性差异。这一结果反映了海南变色树蜥野外的真实情况、文中涉及的所有个体均是从野外随机捕获的，且成体组标本较多（雄性成体218，雌性成体136）。然而，海南变色树蜥雄性成体大于雌性成体，主要是因为雄性成体的尾长大于雌性成体（表1，图3）。变色树蜥尾长的两性异形在初生幼体中就已存在，并保留到性成熟个体（表1，图3）。

许多蜥蜴显示头部大小的两性差异，一般均为雄性头部大于雌性。不同种类蜥蜴头部大小两性异形可能发生在个体发育的不同阶段：变色树蜥同地中海岩蜥(Braña & Ji, 2000)和北草蜥(张永普和计翔, 2000)一样，初生幼体就已出现头部大小的两性异形；中国石龙子(计翔, 1994; 林植华和计翔, 2000)和蝘蜓(计翔和杜卫国, 2000)在接近性成熟时头部才出现显著的两性异形。

不同蜥蜴头部大小两性异形发生的途径不相同。总体而言，头部两性异形或多或少与强化两性繁殖成功率(雌性增加繁殖输出，雄性增加交配机会)的选择压力有关，雌体减缓头部生长、确保躯体生长有利于增加腹腔容纳量，提高繁殖输出；雄性加速头部生长，有利于提高同性格斗或强行征服配偶的能力(Vitt & Cooper, 1985, 1986; 计翔, 1994; 林植华和计翔, 2000)。中国石龙子(计翔, 1994; 林植华和计翔, 2000)和北草蜥(Ji *et al.*, 1998; 张永普和计翔, 2000)雌体性成熟后通过减缓头部生长来确保躯体生长以提高繁殖输出，而雄体性成熟后头部的生长速率更快，这两个途径使得性成熟后个体头部呈现非常显著的两性异形。地中海岩蜥(Braña, 1996)和蝘蜓(计翔和杜卫国, 2000)代表的是另一种情况：头部两性异形更多地与雌体性成熟后减缓头部生长以确保躯体生长有关。变色树蜥头部两性异形的发生与上述两类蜥蜴不同：①虽然雄性个体发育过程中头宽随SVL的增长速率逐渐增大，但各组两性头长和雌性头宽总体上随SVL呈同速增长；②虽然头部两性异形在个体发育过程中变得更为显著，但成、幼体头部两性异形的显著程度不如上述两类动物。与其他蜥蜴比较，变色树蜥雌体头部仅略小于雄体，这种略微较小的头部对于相对增大躯干(及相应的腹腔空间)的贡献是不大的。

不同性别和不同年龄的变色树蜥食性和摄入食物大小有不同程度的差异，使得食物生态位宽度和重叠度有一定程度的差异。然而，没有足够的证据

能够表明头部大小两性异形能导致两性食物生态位的分离。例如，雄性成、幼体头部大小的差异大于雌、雄成体头部大小的差异，但前两者食物生态位重叠度大于后两者（表 3)。同样，雌性成、幼体头部大小的差异大于雌、雄成体头部大小的差异，但前两者食物生态位重叠度大于后两者（表 3)。雌性成、幼体食物生态位重叠度较大，似与雌性成、幼体摄入较多的扁足蝇科昆虫有关，但其中的原因有待进一步明确。根据胃检观察，个别雌体比较集中地摄食扁足蝇科昆虫，其他种类的食物在个体间的分布相对较为均匀。

致　谢　杭州师范学院生命科学学院孙希达教授帮助鉴定昆虫标本，谨表谢意。

参　考　文　献

Arnold E N, 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives[J]. *J. Nat. Hist.*, **18**: 127 - 169.

Ballinger R E, 1973. Experimental evidence of the tail as a balancing organ in the lizard, *Anolis carolinensis* [J]. *Herpetologica*, **29**: 65 - 66.

Barden G, Shine R, 1994. Effects of sex and reproductive mode on dietary composition of the reproductively bimodal lizard, *Lerista bougainvillii* [J]. *Austr. Zool.*, **29**: 225 - 228.

Boulenger G A, 1912. A vertebrate fauna of the Malay Peninsula from the Isthmus of Kra to Singapore, including the adjacent islands [A]. Reptilia and Batrachia[M]. London: Taylor and Francis.

Braña F, 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase[J]. *Oikos*, **75**: 511 - 523.

Braña F, Ji X, 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*) [J]. *J. Exp. Zool.*, **286**: 422 - 433.

Brown R M, Taylor D H, Gist D H, 1995. Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*) [J]. *J. Herpetol.*, **29**: 98 - 105.

Castilla A M, Bauwens D, Llorente G A, 1991. Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in central Spain[J]. *J. Herpetol.*, **25**: 30 - 36.

Diong C H, Lim S S L, 1998. Taxonomic review and morphometric description of *Bronchocela cristatella* (Kuhl, 1820) (Squamata: Agamidae) with notes on other species in the genus[J]. *Raff. Bull. Zool.*, **46**(2): 345 - 359.

Diong C H, Chou L M, Lim K K P, 1994. *Calotes versicolor*: the changeable lizard[J]. *Nature Malaysiana*, **19**: 46 - 54.

Erdelen W, 1986. The genus *Calotes* (Sauria: Agamidae) in Sri Lanka: clutch sizes and reproductive seasonality of *Calotes versicolor*—preliminary results[J]. *Spixiana*, **9**(1): 111 - 115.

Fox S F, Heger N A, Delay L S, 1990. Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*: lizard tails as status-signalling badges [J]. *Anim. Behav.*, **39**: 549 - 554.

Ji X, 1994. Sexual dimorphism in body and head size in the skink, *Eumeces chinensis*[J]. *J. Hangzhou Normal Coll.*, **6**(3): 79 - 84. [计　翔, 1994. 中国石龙子头、体大小的性二态. 杭州师范学院学报, 6(3): 79 - 84.]

Ji X, Braña F, 1999. The influence of thermal and hydric environments on incubating eggs and embryonic use of energy and nutrients in the wall lizard *Podarcis muralis*[J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **124A**: 205 - 213.

Ji X, Du W G, 2000. Sexual dimorphism in body size and head size and female reproduction in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus* [J]. *Zool. Res.*, **21**(5): 349 - 354. [计　翔, 杜卫国, 2000. 蝘蜓头、体大小的两性异形和雌体繁殖. 动物学研究, 21(5): 349 - 354.]

Ji X, Zhou W H, Zhang X D *et al*, 1998. Sexual dimorphism and reproduction in the grass lizard *Takydromus septentrionalis* [J]. *Russ. J. Herpetol.*, **5**: 44 - 48.

Ji X, Xu X F, Du W G, 1999. Influence of incubation temperature on characteristics of *Dinodon rufozonatum* (Reptilia: Colubridae) hatchlings, with comments on the function of residual yolk[J]. *Zool. Res.*, **20**(5): 342 - 346. [计　翔, 许雪峰, 杜卫国, 1999. 孵化温度对火赤链游蛇幼体特征的影响兼评剩余卵黄的功能. 动物学研究, 20(5): 342 - 346.]

Lin Z H, Ji X, 1998. The effects of thermal and hydric environments on incubating eggs and hatchlings of the grass lizard, *Takydromus septentrionalis*[J]. *Zool. Res.*, **19**(6): 439 - 445. [林植华, 计　翔, 1998. 孵化温湿度对北草蜥孵化卵和孵出幼体的影响. 动物学研究, 19(6): 439 - 445.]

Lin Z H, Ji X, 2000. Food habits, sexual dimorphism and female reproduction of the skink (*Eumeces chinensis*) from a Lishui population in Zhejiang[J]. *Acta Ecol. Sin.*, **20**(2): 304 - 310. [林植华, 计　翔, 2000. 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖. 生态学报, 20(2): 304 - 310.]

MacArthur R H, 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species[M]. New York: Harper and Row.

Moody S M, 1980. Phylogenetic and historical biogeographical relationship of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia)[D]. Ph. D. Thesis. Univ. Michigan at Ann Arbor, USA.

Pérez-Mellado V, Bauwens D, Gil M *et al*, 1991. Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola* [J]. *Can. J. Zool.*, **69**: 1728 - 1735.

Pianka E R, 1972. Zoogeography and speciation of Australian desert lizards: an ecological perspective[J]. *Copeia*, **1972**: 127 - 145.

Pianka E R, 1973. The structure of lizard communities [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53 - 74.

Pope C H, 1935. The reptiles of China: turtles, crocodilians, snakes, and lizards[A]. Mus. Nat. Hist. Central Asia 10[M]. New York: Amer. Nat. Hist.

Pyke G H, Pulliam H R, Charnov E L, 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests[J]. *Quart. Rev. Biol.*, **52**: 137 - 154.

Schoener T W, 1971. Theory of feeding strategies[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **2**: 369 - 404.

Schoener T W, Slade J B, Stinson C H, 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus, *Leiocephalus* of the Bahamas [J]. *Oecologia*, **53**: 160 - 169.

Shine R, 1991. Why do larger snakes eat larger prey[J]. *Funct. Ecol.*, **5**: 493 - 502.

Smith M A, 1935. The Fauna of British India Including Ceylon and Burma: Reptilia and Amphibia, Vol. Ⅱ, Sauria[M]. London: Taylor and Francis.

Stephens D W, Krebs J R, 1986. Foraging Theory [M]. Princeton: Princeton University Press.

Tiwari M, 1990. Biology of the Indian garden lizard, *Calotes versicolor*

(Daudin)[J]. *Hamadryad*, **15**(1): 30 – 33.

Vitt L J, Cooper W E, 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection[J]. *Can. J. Zool.*, **63**: 995 – 1002.

Vitt L J, Cooper W E, 1986. Skink reproduction: *Eumeces fasiatus* in the southeastern United States[J]. *J. Herpetol.*, **20**: 65 – 76.

Vitt L J, Congdon J D, Dickson N A, 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards[J]. *Ecology*, **58**: 326 – 337.

Webb J K, Shine R, 1994. Feeding habits and reproductive biology of Australian pygopodid lizard of the genus *Aprasia* [J]. *Copeia*, **1994**: 390 – 398.

Xu X F, Ji X, 2000. A comparison of egg and hatchling characteristics of two lacertid lizards[J]. *Chin. J. Zool.*, **35**(3): 15 – 19 [许雪峰, 计 翔, 2000. 草蜥属两种蜥蜴卵和幼体特征比较. 动物学杂志, **35**(3): 15 ~ 19.]

Zhang Y P, Ji X, 2000. Ontogenetic changes of sexual dimorphism in head size and food habit in grass lizards, *Takydromus septentrionalis* [J]. *Zool. Res.*, **21**(3): 181 – 186. [张永普, 计 翔, 2000. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化. 动物学研究, **21**(3): 181 ~ 186.]

Zhao E M, Adler K, 1993. Herpetology in China[M]. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

Ontogenetic Shifts of Morphology and Food Habits in the Oriental Garden Lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae)

QIU Qing-Bo[①] MA Xiao-Mei JI Xiang[②]

(*School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China*)

Abstract: Males and females of the oriental garden lizard (*Calotes versicolor*) from a population in Tongshi, Hainan, southern China, differ in head size at hatchlings, with males having larger heads than females. This sexual dimorphism is slightly more pronounced in adults than in hatchlings. Embryos of *C. versicolor* allocate relatively more resources to the growth of ecologically significant morphological characters than do characters less directly tied to early survival and growth of hatchlings. As a consequence of this allocation pattern, hatchlings have larger heads but shorter tails relative to snout-vent length (SVL) than do juveniles and adults. Adults do not show a sexual dimorphism in SVL, but male adults attain longer tails than do female ones at the same SVL. An isometric growth pattern with SVL's increase is showed in the head length of both sexes and the head width of females during ontogeny. However, an allometric growth pattern with SVL's increase is showed in the head width of males, which the growth rate becomes increasingly fast with the ontogeny. The food niche width and overlap differ in the different age and sex groups to a certain extent. However, no direct evidence has been found to show a noticeable contribution of the divergence in head size to the food niche segregation between males and females.

Key words: *Calotes versicolor*; Morphology; Sexual dimorphism; Food habit; Food niche width; Food niche overlap

①Present address: Department of Biology, Qiongzhou University, Tongshi 572200, China

②Corresponding author (E-mail: xji@mail.hz.zj.cn)